

Ю. М. КОРНИЙЧУК

О МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ЧЕРНОМОРСКИХ
ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *HELICOMETRA* (TREMATODA: OPECOCOELIDAE)

Изучена изменчивость морфологических признаков марит двух видов рода *Helicometra*. Показано, что различия между маритами *H. fasciata* и *H. pulchella* по комплексу рассмотренных пластических признаков и морфологических индексов не превышают внутривидового уровня, однако *H. pulchella* имеют существенно более высокую плодовитость. Отмечено увеличение вариабельности морфологических признаков у *H. fasciata*, паразитирующих в факультативных хозяевах. Установлено наличие в гемипопуляции марит этого вида нескольких экоформ.

Морфологическая разнокачественность — одна из важнейших характеристик живых организмов. Известно, что в силу двойственности среды обитания паразитов их изменчивость формируется под воздействием большего количества факторов, чем у свободноживущих организмов, при этом решающее влияние на морфологию гельминтов оказывает организм хозяина [1, 11]. Сложная пространственная структура популяций паразитов, нередко рассредоточенных в хозяевах разных видов, делает очень важным изучение морфологических особенностей их субпопуляционных группировок. Тем не менее, подобные исследования трематод единичны [10, 12].

Нами предпринята попытка изучить морфологические особенности субпопуляционных группировок трематоды *Helicometra fasciata* (Rud., 1819), а также сравнить фенооблик марит этого вида с таковым *H. pulchella* (Rud., 1819) Odhner, 1903. Первый вид широко специфичен к дефинитивным хозяевам, в качестве которых в Черном море отмечены рыбы 29 видов [4, 8], второй более редок здесь и найден нами только у глазчатого губана *Sympodus ocellatus*. Единственным отличительным признаком названных трематод считается форма гонад [6].

Материал и методика. Трематоды получены от черноморских рыб 11 видов, отловленных в районе Севастополя в 1994–1999 гг. Марит изучали на тотальных бальзамовых препаратах, изготовленных по стандартным методикам. Во избежание влияния возрастной и сезонной изменчивости анализ проводили на сериях выборок приблизительно одноразмерных (1,3—1,5 мм) зрелых червей от хозяев, выловленных в летний период года. У 212 экз. *H. fasciata* и 25 *H. pulchella* измерены 17 абсолютных и 11 относительных признаков (см. в тексте).

В качестве основного показателя изменчивости вычисляли коэффициент вариации (CV). Кроме того, использовали усредненные значения CV по комплексам изучавшихся абсолютных и относительных признаков. Правомерность такого подхода была установлена ранее [7]. Средние сравнивали по *t*-критерию Стьюдента (уровень значимости =95%). Для сравнения облика гостальных группировок марит вычисляли значения морфологических дистанций между ними по евклидову расстоянию; кластеризация полученных данных проведена методом среднего присоединения [9].

Результаты и обсуждение. Судя по значениям индекса обилия зрелых марит *H. fasciata* (ИОзр.) в летний период года, основным хозяином этого вида в исследуемом районе является рулена *Sympodus tinca* (ИОзр.=30,5). Бычок-змея *Gobius cobitis* (ИОзр.=17,4), морской ерш *Scorpaena porcus* (ИОзр.=4,0) и собачка-павлин *Blennius pavo* (ИОзр.=2,2) отнесены нами к облигатным хозяевам меньшей значимости. Шесть видов рыб, ИО зрелых *H. fasciata* у которых не превышает 1, объединены в группу факультативных. У глазчатого губана этот показатель равен 1,5 экз./ос.

При сравнении степени варьирования рассмотренных признаков выяснилось, что характер изменчивости трематод во всех гостальных группировках сходен. По шкале [5] наиболее стабильны ($CV < 10$) такие характеристики марит рода *Helicometra*, как

© Ю.М. Корнийчук, 2000

Экология моря. 2000. Вып.51

размеры яиц и индекс их формы (отношение длины к ширине), относительная протяженность желточных полей, а также положение центра брюшной присоски. Вариабельность признаков, относящихся к системе прикрепления-питания червей (размеры присосок и фаринкса, соотношение продольных и поперечных диаметров присосок, отношение ширины брюшной присоски к ширине тела), а также индекса формы и размеров их тела характеризуется средними величинами коэффициента вариации (10-20). Самыми изменчивыми показателями являются размеры гонад и их относительные площади ($CV=17-48$), индекс зрелости и число яиц в матке ($CV>50$), что свидетельствует о наибольшей чувствительности половой системы данных гельминтов к средовым воздействиям.

Поскольку использование отдельных признаков не дает возможности сопоставить изменчивость комплексов марит из разных хозяев, для получения ее интегральной характеристики были вычислены два условных показателя — средние арифметические коэффициенты вариации абсолютных и относительных признаков (табл. 1).

Таблица 1 Некоторые характеристики марит рода *Helicometra* от разных хозяев*
Table 1 Some characteristics of *Helicometra* maritae from different hosts*

Величины	<i>Helicometra fasciata</i> из:					<i>H. pulchella</i> из <i>Syphodus ocellatus</i>
	<i>Syphodus tinca</i>	<i>Gobius cobitis</i>	<i>Scorpaena porcus</i>	<i>Blennius pavo</i>	Факульт. хозяев	
Усредн. CV абсол. призн.	18,23	19,22	21,71	25,10	25,18	20,05
Усредн. CV относ. призн.	20,77	19,96	20,28	19,87	26,05	27,90

* Хозяева *H. fasciata* расположены в порядке уменьшения степени их облигатности

* The obligateness degree of *H. fasciata* hosts is decreasing

Степень облигатности дефинитивного хозяина, очевидно, влияет на изменчивость морфологических признаков марит *H. fasciata*: и по абсолютным, и по относительным признакам она несколько выше у червей из факультативных хозяев. Подобное явление описано [10] для trematodes *Azygia lucii*.

Существует мнение [2], что малопригодный или необычный рацион является стрессовым фактором, увеличивающим изменчивость признаков. Вероятно, усиление вариабельности марит *H. fasciata*, паразитирующих у факультативных хозяев также можно объяснить особенностями питания trematod данной группировки, а именно качественной неполнотой и/или непривычным составом доступной им пищи.

Резких различий в характере изменчивости *H. fasciata* и *H. pulchella* не выявлено.

Сравнение гостальных группировок марит *Helicometra* по комплексу пластических признаков показало, что *H. fasciata* из хозяев большей степени облигатности составляют тесно связанный кластер (рис.1). Несмотря на то, что эти группировки представлены равноразмерными особями, мариты достоверно различаются размерами мышечных органов — присосок и фаринкса (у червей из бычка-змеи они самые крупные, из ерша — наименьшие). Черви из менее предпочтаемых хозяев (собачки-павлина и факультативных) фенотипически несколько ближе к *H. pulchella*, что, вероятно, обусловлено несколько меньшими их размерами (1,30—1,43 мм против 1,54—1,57 мм у *H. fasciata* от рулены, бычка-змеи и ерша). По такому диагностически ценному признаку, как размеры яиц, достоверных различий между маритами *H. fasciata* от большинства хозяев (яйца 0,062-0,064 x 0,029-0,031 мм), а также между этим видом и *H. pulchella* (0,062 x 0,030 мм) не выявлено. Исключение составляют черви из собачки-павлина, имеющие яйца размером 0,059 x 0,029 мм. Тем не

менее, в этом случае меньшая длина яиц может быть объяснена более мелкими размерами самих гельмитов.

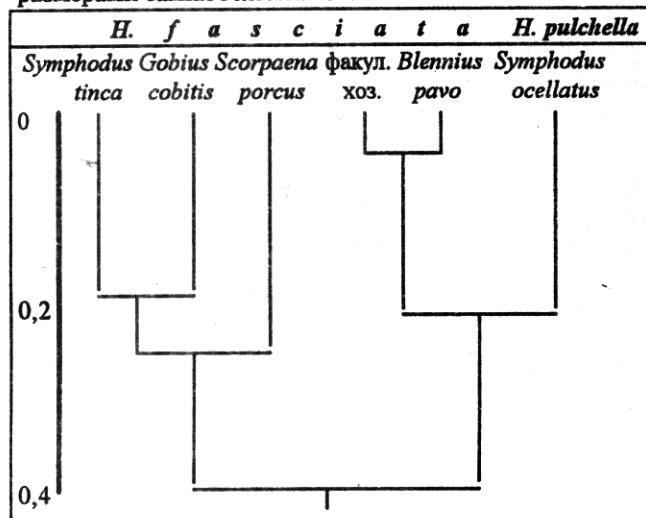


Рис. 1 Дендрограмма сходства гостальных группировок марит р. *Helicometra* по пластическим признакам

Fig. 1 Dendrogramm of resemblance between hostal groups of *Helicometra maritae* by plastic features

соответственно) в сочетании с чрезвычайно короткими желточными полями, занимающими в среднем 66,7% длины тела (в остальных группировках 80,1—81,3%). Последний признак значимо отличает их также от червей из факультативных хозяев. Мариты из рулены имеют несколько более крупную брюшную присоску (ее ширина составляет в среднем 50,5% ширины тела; у червей от прочих хозяев — 41,4—45,8%) и наиболее (индекс формы=3,4) вытянутое тело. Кроме того, у червей из этого хозяина меньше величина соотношения поперечных диаметров присосок.

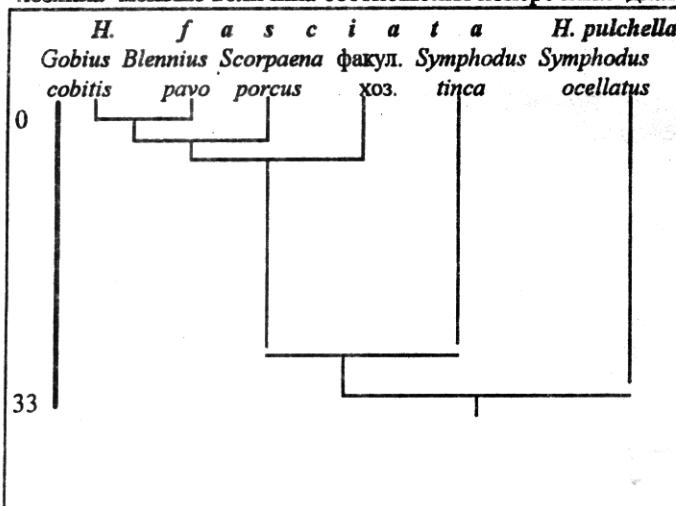


Рис. 2 Дендрограмма сходства гостальных группировок марит *Helicometra* по относительным признакам

Fig. 2 Dendrogramm of resemblance between hostal groups of *Helicometra maritae* by morphological indexes

соответственно у павлина и бычка-змеи). Соотношение продольных диаметров присосок у *H. fasciata* из собачки-павлина по сравнению с червями из прочих группировок выше, а от бычка-змеи — ниже. Ширина брюшной присоски марит из

клестерий анализ сходства гостальных субпопуляций *H. fasciata* по комплексу относительных признаков (рис. 2) выделил наиболее своеобразную группировку — червей, паразитирующих в рулене. Попарное сравнение средних показало, что они достоверно отличаются от trematod из хозяев меньшей значимости более слабым развитием элементов половой системы. Черви из *S. tinca* имеют значительно меньшие по площади гонады (9,4% от площади тела против 11,3—14% в группировках из облигатных хозяев меньшей значимости) и более низкий индекс зрелости (средние — 17,56 и 26,45

Особи *H. fasciata* из хозяев меньшей степени облигатности весьма близки по рассмотренным относительным признакам и составляют связанный на высоком уровне единный кластер. Тем не менее, по некоторым показателям между маритами из разных гостальных группировок этого комплекса существуют достоверные различия. Так, черви из ерша выделяются на общем фоне более вытянутым телом (индекс формы 3,3 против 2,7 и 2,9

собачки-павлина составляет в среднем 45,8% ширины тела, что достоверно больше, чем у марит из прочих второстепенных хозяев (41,4 и 44,4%).

Черви, паразитирующие в факультативных хозяевах, имеют значимо меньшие, по сравнению с предыдущей группировкой, гонады (всего 10,36% от площади тела) и низкий индекс зрелости (18,45 яиц/особь), что, в свою очередь, сближает их с маритами из *S. tinca*. Тем не менее, по остальным признакам trematodes из второстепенных облигатных и факультативных хозяев в целом представляют собой довольно однородную морфологически группировку. Черви, принадлежащие к ней, характеризуются наибольшей относительной длиной желточных полей; более крупной, по сравнению с ротовой, брюшной присоской; менее вытянутым телом, чем у марит из рулены. Заметим, что Р. Брей [13] также отмечал существование двух форм *H. fasciata*, различающихся относительными размерами присосок.

Очевидно, что гемипопуляция марит рассмотренного вида trematod полиморфна. Экоформа, характерная для паразито-хозяинской системы меньшей степени облигатности (*H. fasciata* — бычок-змея, ерш и собачка-павлин), характеризуется наивысшей плодовитостью, минимальной вариабельностью морфологических признаков, а также самым высоким процентом реализации фенофонда [3]. Таким образом, по формальным признакам [1, 11] данную экоформу можно было бы считать доминирующей, а марит из факультативных хозяев — ее менее плодовитым “балансирующим” вариантом. Тем не менее, ввиду высокой зараженности основного облигатного хозяина характерная для него модификация *H. fasciata* имеет весьма значительную абсолютную численность и может, вероятно, считаться равнозначной предыдущей. Как отмечалось ранее [4], существование таких морфологических вариантов имеет вполне определенный биологический смысл, поскольку обеспечивает реализацию оптимальной для конкретных условий репродуктивной стратегии гемипопуляции.

Мариты *H. pulchella* составляют 4-й обособленный кластер. Следует отметить, что по большинству проанализированных пластических и относительных морфологических признаков степень различий между маритами двух рассматриваемых видов trematod невелика и в целом соответствует уровню, отмеченному для внутривидовых группировок *H. fasciata*. При этом *H. pulchella* ближе всего к экоформе из второстепенных облигатных хозяев.

Наиболее характерной чертой исследованных нами форм с округлыми семенниками (*H. pulchella*) является их исключительно высокая плодовитость (в среднем 76,92 яиц/особь). Последняя особенность марит этого вида не может быть объяснена слабой зараженностью хозяев. Так, у *H. fasciata*, поражающих с близкой интенсивностью собачку-павлина и факультативных хозяев, плодовитость достоверно ниже (33,67 и 26,64 я./ос.). Тем не менее, для такого довольно редкого вида, каким является *H. pulchella*, повышенная продукция яиц — необходимое условие поддержания его оптимальной численности. Столь высокая продуктивность марит в данном случае обеспечивается функционированием мелких гонад, занимающих всего 9,3% от площади тела в сочетании с желточниками максимальной протяженности (82,3% длины тела).

Вероятно, именно со значительными объемами матки зрелых червей связано смещение брюшной присоски *H. pulchella* в переднюю часть тела. Она расположена выше (расстояние от переднего конца тела до ее центра составляет 34,46% длины тела), чем у *H. fasciata* из любой другой гостальной группировки (38,30—40,99%); все попарные различия достоверны при выбранном уровне значимости.

Выводы. 1. Выяснен характер изменчивости 17 абсолютных и 11 относительных признаков марит trematod *H. fasciata* и *H. pulchella*. Наиболее вариабельны признаки, характеризующие состояние половой системы червей. 2. Особи *H. fasciata* из факультативных хозяев наиболее изменчивы, что может быть связано с качественной неполноценностью и, возможно, непривычностью доступной им пищи.

3. Мариты *H. fasciata* из основного и менее значимых облигатных хозяев представлены двумя различными экоформами. Черви из факультативных хозяев являются балансирующим вариантом экоформы из хозяев меньшей степени облигатности. 4. По изученным признакам различия между маритами *H. fasciata* и *H. pulchella* не превышают внутривидового уровня, однако trematоды последнего вида более плодовиты, что отражается на положении их брюшной присоски.

1. Аникиева Л.В. Популяционная изменчивость гельминтов рыб // Факторы регуляции популяционного процесса у гельминтов: тез. докл. симп. Пущино, 3-5 апреля 1990 г. - М., 1990. - с. 5 - 6.
2. Беляев Д.К. Дестабилизирующий отбор как фактор изменчивости при доместикации животных // Природа. - 1972; №2. - С. 36 - 45.
3. Корничук Ю.М. Фенотипическая гостальная дифференциация у марит trematоды *Helicometra fasciata* (Rud., 1819) // Экология моря. - 1999. - Вып 49. - С. 44 - 48.
4. Корничук Ю.М., Гаевская А.В. Репродуктивная стратегия trematоды *Helicometra fasciata* (Trematoda:Opecoelidae) как показатель степени благоприятности среды ее обитания // Экология моря. - 1999. - Вып. 48. - С. 43 - 47.
5. Лакин Г.Ф. Биометрия. - М.: Высш. шк., 1990. - 352 с.
6. Найденова Н.Н., Долгих А.В. К ревизии некоторых видов рода *Helicometra* Odhner, 1902 (Trematoda: Opecoelidae) // Биол. науки, 1969. - N 7. - С. 7 - 12.
7. Никольский Г.В., Каневская Н.К., Тряпицьна Л.Н. О некоторых закономерностях изменения размаха вариабельности признаков у рыб разных фаунистических комплексов // Вопр. ихтиол. - 1976. - 16, вып. 4 (99). - С. 592 - 598.
8. Определитель паразитов позвоночных Черного и Азовского морей. - Киев: Наук. думка, 1975. - 551 с.
9. Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. - М.: Наука, 1982. - 250 с.
10. Ройтман В.А., Казаков Б.Е. Некоторые аспекты изучения морфологической изменчивости гельминтов (на примере trematод рода *Azygia*) // Тр. ГЕЛАН.-1977. - 27. - С. 110 - 128.
11. Фрезе В.И. Лентцы Европы (экспериментальное изучение полиморфизма) // Тр. ГЕЛАН. - 1977. - 27. - С. 174 - 205.
12. Шульман-Альбова Р.Е. К вопросу об изменчивости дигенетического сосальщика рыб *Podocotyle atomon* (Rud.) Odhner, 1905 // Уч. зап. ЛГУ, сер. биол. наук - 1952; № 141. - Вып. 28. - С. 110 - 126.
13. Bray R.A. Some helminth parasites of marine fishes of South Africa: family Opecoelidae (Digenea) // J. Natur. History. - 1987. - 21. - P. 1049 - 1075.

Институт биологии южных морей НАНУ,
г. Севастополь

Получено 24.12.1999

J. M. KORNIYCHUK

MORPHOLOGICAL VARIABILITY OF GENUS *HELICOMETRA* (TREMATODA: OPECOELIDAE)
MARITAE FROM THE BLACK SEA

Summary

The morphological variability (CV, mean CV, mean of 17 plastic features and 11 indexes) of two *Helicometra* species maritae was investigated. It was revealed that there are 2 morphological types in *H. fasciata* maritae hemipopulation. Maritae of this species from facultative hosts are most variable. The differences between *H. fasciata* and *H. pulchella* are at the intraspecies level but *H. pulchella* has more higher fecundity.